Université de Lausanne — Faculté des Sciences

Institut de Physiologie animale

Le terrier d'*Apodemus sylvaticus* L.
Etude éthologique quantitative

Thèse de Doctorat
presentée à la Faculté des Sciences
de l'Université de Lausanne

par
Bernard DUFOUR
Licencié ès sciences

1976

BEHAVIOURAL PROCESSES
Amsterdam
1978

Université de Lausanne — Faculté des Sciences

Institut de Physiologie animale

Le terrier d'*Apodemus sylvaticus* L.
Etude éthologique quantitative

Thèse de Doctorat
presentée à la Faculté des Sciences
de l'Université de Lausanne

par
Bernard DUFOUR
Licencié ès sciences

BEHAVIOURAL PROCESSES
Amsterdam
1978

UNIVERSITE DE LAUSANNE

Faculté des Sciences

Vu le rapport présenté par le jury d'examen, composé de MM. les professeurs Michel Dolivo, directeur de thèse, Henri-A. Guénin, rapporteur de la Faculté, Georges Brunisholz, président du jury, le Conseil de Faculté autorise l'impression de la thèse de M. Bernard Dufour, licencié ès sciences, type II, Université de Lausanne, intitulée:

"Le terrier d'*Apodemus sylvaticus* L.
Etude éthologique quantitative"

Lausanne, le 5 juillet 1976

Le doyen de la Faculté des Sciences
Georges Brunisholz, vice-doyen

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

A paru dans
Behavioural Processes, Tome 3, No. 1
Amsterdam, 1978

Behavioural Processes, 3 (1978) 57—76

© Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam — Printed in The Netherlands

LE TERRIER D'*APODEMUS SYLVATICUS* L.: SA CONSTRUCTION EN TERRARIUM ET SON ADAPTATION A DES FACTEURS EXTERNES ET INTERNES

BERNARD A. DUFOUR*

Institut de Physiologie, Université de Lausanne, 7, rue du Bugnon, 1011 Lausanne (Suisse)

*Adresse actuelle: C.N.R.S., Département de Psychologie Animale, Chemin Aiguier, 31. F-13274 Marseille Cedex 2 (France)

(Reçu le 20 mai 1977; révisé le 4 novembre 1977)

ABSTRACT

Dufour, B.A., 1978. Effect of external and internal factors upon burrowing and nest-building activities of the wood-mouse (*Apodemus sylvaticus* L.) in terrarium conditions. *Behav. Processes*, 3: 57—76 (in French).

In terrarium conditions, burrowing and nest-building activities were found to be regular enough to allow a systematic study. As part of this analysis, a technique for quantification of these activities is described.

Qualitative information on burrowing behaviour was obtained with cinematography.

— Several sex differences were observed: females make deeper nests and more complex burrows than males.

— Natural fluctuations of some of the measured activities were found to be linked to the ambient temperature. Low temperature induces an increase in the burrowing, the nest insulation and in the hoarding of food.

— The intensity of illumination during nest building affects nest depth and surface activities.

— The effect of either food deprivation or castration upon nest building was also investigated. While food deprivation increased nest insulation and decreased the burrowing, post-pubertal castration did not alter the observed activities in either sex.

RESUME

Dufour, B.A., 1978. Le terrier d'*Apodemus sylvaticus* L.: sa construction en terrarium et son adaptation à des facteurs externes et internes. *Behav. Processes*, 3: 57—76.

En terrarium, les activités de construction du terrier se sont révélées être suffisamment stables pour permettre une analyse quantitative.

Une technique de moulage permettant de quantifier la construction du terrier d'un petit Rongeur est décrite, et des données qualitatives sur le fouissement ont été obtenues par cinématographie.

— D'importantes différences en rapport avec le sexe ont été mises en évidence: le terrier est plus complexe et le nid plus profond chez la femelle que chez le mâle.

— Les activités mesurées fluctuent avec la température ambiante. A basse température, le fouissement du terrier augmente, le nid est mieux isolé et l'amassement de nourriture est stimulé.

— Les activités de surface et la profondeur du nid varient avec l'intensité lumineuse.

— Le jeûne provoque une augmentation de l'isolation du nid et une diminution du fouissement des galeries.

— La castration effectuée après la puberté n'a modifié la construction du terrier chez aucun des deux sexes.

INTRODUCTION

Les Mammifères terrestres établissent des abris saisonniers ou permanents où ils retournent régulièrement pour dormir, se cacher ou se reproduire. Parmi les Mammifères, les Rongeurs creusent des abris souterrains formés d'un ensemble de galeries: les terriers. Dans une première partie de ce travail, nous décrirons la construction du terrier et dans une deuxième, nous déterminerons les facteurs qui peuvent la modifier. Pour étudier cette construction, nous avons choisi un Rongeur nocturne à large distribution européenne *Apodemus sylvaticus* L. (Mulot sylvestre) qui colonise des milieux variés et qui s'adapte à divers climats (plaine et altitude). Nous avons étudié *Apodemus sylvaticus* L. en terrarium, dans des conditions ambiantes contrôlées, afin de pouvoir observer l'animal et mesurer l'influence de la température, de l'éclairement, du jeûne et du sexe sur la construction du terrier.

Un homéotherme peut parer à un abaissement de la température ambiante par un abaissement de sa température corporelle, par l'augmentation de son métabolisme (thermogenèse chimique ou musculaire), par des modifications du pelage ou par des adaptation comportementales.

Chez les petits Mammifères non hibernants, la thermogenèse, qu'elle soit musculaire ou chimique, est coûteuse en calories et ne permet pas à l'animal de résister à une exposition prolongée au froid (Hart, 1957). De plus, la thermogenèse chimique nécessite une période d'adaptation. D'autre part, l'isolation due au pelage ne suffit pas à protéger efficacement des Mammifères pesant moins d'un kilogramme et ayant un rapport surface corporelle/poids relativement élevé (Scholander, 1955). En conséquence, les petits Mammifères non hibernants ayant une thermorégulation physiologique insuffisante ont développé des adaptations comportementales leur permettant de survivre. Parmi celles-ci figurent la construction du nid, le choix d'un microclimat optimal, les changements du taux d'activité, les postures particulières et l'apparition d'un comportement grégaire (Kinder, 1927; Sealander, 1952; King et al., 1964; Hayward, 1965; Layne, 1969).

L'établissement du terrier n'est pas seulement imposé par les besoins de la thermorégulation, il l'est aussi par la phototaxie négative de certaines espèces nocturnes, tel le Mulot sylvestre. L'intensité de l'éclairement nocturne influence l'activité de certains Rongeurs et leurs déplacements en particulier (Blair, 1951; Gentry et Odum, 1957).

La motricité et la construction du nid paraissent être modifiées après une période de jeûne (Kinder, 1927; Schenk, 1975). On peut se demander si l'activité mesurée en terrarium est, elle aussi, modifiée par le jeûne.

Dans des conditions de laboratoire, les Rongeurs peuvent établir en principe deux types de nids: le nid "d'habitation" et le nid "d'élevage". Le nid d'habitation est construit aussi bien par les mâles que les femelles, il est peu influencé par les hormones sexuelles. Le nid d'élevage, plus grand que le précédent, n'est construit que par des femelles gravides ou en présence de nouveau-nés. Le rôle de l'imprégnation hormonale sur la construction de ces deux types de nids a été démontrée chez *Rattus norvegicus* (Richter, 1937), *Mus musculus* (Koller, 1952, 1955; Lisk et al., 1969) et *Mesocricetus auratus*, le Hamster doré (Richards, 1969). Les hormones thyroïdiennes inhibent la construction du nid d'habitation, tandis que des implants de progestérone et d'oestradiol, mimant la gestation, provoquent la construction du nid d'habitation chez les femelles, Selon l'espèce considérée, les mâles peuvent augmenter légèrement leur construction du nid d'habitation après injection d'hormones ovariennes. Nous avons donc recherché chez *Apodemus sylvaticus* s'il existe une différence entre nid d'habitation et nid d'élevage et si l'imprégnation en hormones gonadiques influence la construction du terrier.

MATERIEL ET METHODES

Provenance des animaux d'expérience et conditions d'élevage

Les Mulots sylvestres étudiés dans ce travail proviennent du bois de Vernand-Dessous, situé à 10 km au Nord-Ouest de Lausanne (altitude 580 m, surface 80 hectares). Les animaux ont été capturés au moyen de trappes-cages à porte basculante avec, comme appât, des noisettes décortiquées. Pour cette étude, n'ont été conservés que des adultes pesant entre 18 et 25 g, afin d'écarter les individus obèses moins actifs, et les individus trop vieux.

Avant d'être étudiés systématiquement, les animaux sont isolés dans des bacs de verre (20 × 40 × 50 cm). Le fond est tapissé de copeaux de bois; un pot de fleur retourné, percé de deux ouvertures, sert d'abri. Un tambour à souris permet à l'animal une certaine activité locomotrice. L'eau et la nourriture (essentiellement graines de tournesol) sont distribuées à volonté dans des godets.

Pour chaque individu, on note: provenance, âge, sexe, variations de poids durant la durée de l'expérience, présence ou non de parasites.

Terrarium

Huit terrariums de 2 m^2 environ (156 × 137 cm) ont été installés dans un sous-sol sans fenêtre, mais ventilé à volonté. Le choix de cette dimension résulte d'essais préliminaires effectués en utilisant des surfaces de 1, 2 ou 9 m^2. Chacun des huit compartiments est limité par des parois de 110 cm de haut

qui surélèvent le muret qui retient la terre (hauteur 40 cm). Une couche de 30 cm* de terre végétale tapisse le fond, par dessus, on dispose des feuilles mortes le long d'une des parois sur une largeur de 30 cm. Dans un angle, sur le muret qui retient la terre, se trouvent un godet de nourriture et un godet d'eau. Préalablement à chaque essai, la terre est labourée, ratissée, tassée puis arrosée. On maintient une humidité élevée pour assurer une bonne cohésion du sol, ce qui évite l'effondrement des galeries.

Les conditions d'expérience ont été les suivantes:
— La température ambiante varie spontanément entre 10° et 25° C au cours de l'année, en fonction des saisons,
— L'humidité relative de l'air est de 60 à 90%,
— L'éclairage diurne est fourni par huit tubes au néon de 40 watts produisant un éclairement direct de 100 lux au niveau du sol. Deux tubes de 20 watts donnent un éclairement nocturne indirect de 2,5 lux.
— La photopériode est corrigée au début de chaque mois pour s'adapter aux saisons.

Par ailleurs, un terrarium vitré (hauteur 50 cm × longueur 80 cm) d'une largeur réglable entre 4 à 10 cm, a été construit pour observer et filmer le fouissement en profondeur et l'aménagement du nid.

Choix de la durée d'une expérience

En terrarium, un Mulot peut aménager en une nuit un terrier d'habitation comprenant un nid sphérique tapissé de feuilles mortes, relié à la surface par une galerie d'entrée et une galerie de fuite. Ce terrier n'est pas modifié de façon sensible durant la première semaine. C'est au cours de la deuxième ou la troisième semaine que le Mulot réalise une construction plus élaborée. Pour standardiser les observations, on a choisi de laisser creuser le Mulot durant une nuit et de le recapturer durant la nuit suivante dans une trappe-cage.

Collection des données

Après avoir retiré l'animal du terrarium, on note les modifications apparues à la surface du terrarium: monticule formé par la terre excavée, feuilles déplacées, orifice des galeries. On moule ensuite le terrier en coulant de la paraffine par l'orifice d'entrée. A une température légèrement supérieure à son point de fusion (50 à 52° C) la paraffine ne diffuse pas dans la terre environnante, tassée et humide. Après quelques heures, on peut dégager le moulage du terrier à la truelle en suivant la galerie à partir de l'orifice d'entrée (Fig.1). On reporte sur un protocole d'expérience, le trajet de la galerie (échelle 1/10) et l'emplace-

*En liberté, le Mulot sylvestre établit son terrier à une profondeur de 20 cm environ, c'est à dire dans l'horizon A (P. Constant, comm. pers.).

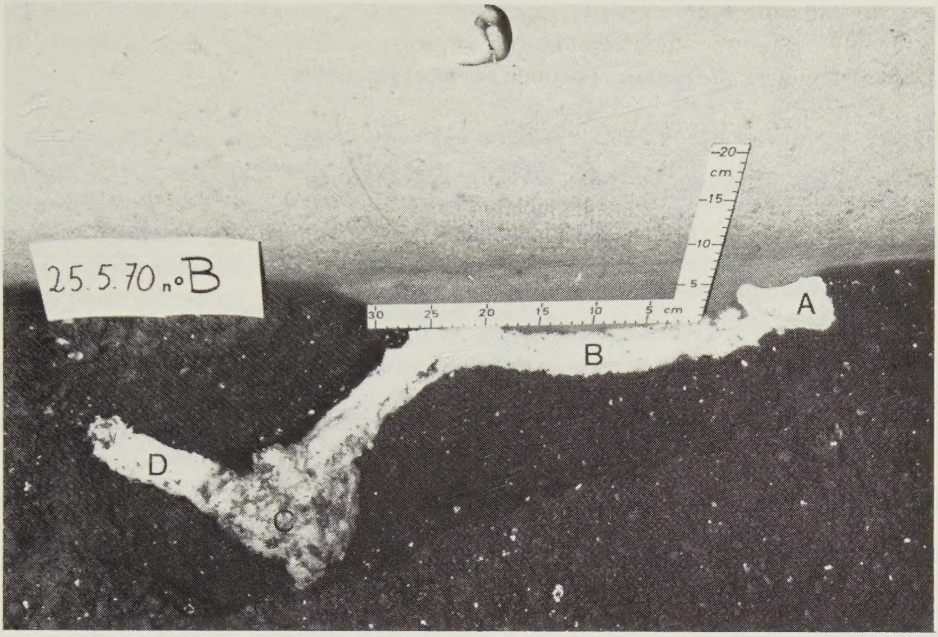

Fig.1. Moulage d'un terrier d'*Apodemus sylvaticus* L. A: orifice d'entrée; B: galerie d'accès; C: nid (profondeur 17 cm); D: galerie de fuite (sans orifice).
Fig.1. Mould of a burrow of *Apodemus sylvaticus* L. A: burrow mouth; B: tunnel leading to the nest; C: nest (depth 17 cm); D: flight tunnel (no exit).

ment du nid. Après avoir retiré et nettoyé le moulage, on mesure les caractéristiques du terrier (Tableau I). Lorsqu'on fond les moulages des nids, on pèse la paraffine et on compte les feuilles de rembourrage. On a pris le poids de paraffine comme mesure grossière du volume du terrier ou du nid.

RESULTATS

A. Description du terrier

a. Fouissement des galeries

Le Mulot placé dans un terrarium commence par explorer rapidement la surface en parcourant le tour de l'enceinte, s'arrêtant dans les angles. Il repère le godet de nourriture et le godet d'eau. Ensuite, il s'arrête de plus en plus souvent et gratte la terre avec ses pattes antérieures en prenant appui sur ses pattes postérieures et sur sa queue. Il amorce ainsi une galerie qu'il creuse le plus souvent le long d'une paroi. Dès que sa tête est en dessous du sol, il commence à attaquer la terre avec ses incisives. Les particules arrachées sont amenées sous le ventre au moyen des pattes antérieures, puis sont projetées à l'extérieur par les pattes postérieures. La séquence de ces activités a pu être observée (et filmée) dans le terrarium vitré à parois réglables. L'animal progresse

TABLEAU I

Caractéristiques du gîte après une période passée en terrarium

TABLE I

Characteristics of the burrow after a period in the terrarium

Activité observée	Critère utilisé
Fouissement en profondeur	Longueur des galeries Poids du moulage du terrier Poids du moulage du nid Pente des boyaux
Complexité du réseau de galeries	Nbre de boyaux constituant le réseau de galeries
Enfouissement de l'abri	Profondeur du nid
Fouissement en surface	Nbre d'excavations (prof. < 5 cm)
Utilisation des feuilles en profondeur	Nbre de feuilles tapissant le nid
Utilisation des feuilles en surface	Nbre de feuilles recouvrant les orifices des galeries et le godet de nourriture
Amassement de nourriture	Nbre de greniers Profondeur des greniers (mesurée de la surface au fond du grenier)

sur une distance de 20 cm environ après quoi il ne parvient plus à expulser la terre à l'aide de ses pattes postérieures. Dès lors il se retourne dans la galerie et propulse la terre en la poussant de la tête et des pattes antérieures. Les déblais forment un monticule à l'entrée du terrier (Fig.2).

Dans la galerie, le Mulot creuse dans diverses positions: sur le ventre, sur le flanc et même parfois sur le dos pour attaquer la voûte. Lorsque la terre du monticule commence à retomber dans la galerie, l'animal la repousse avec le museau et les pattes antérieures qui travaillent alors d'arrière en avant. Les cailloux pesant jusqu'à 25 g sont transportés entre les mâchoires jusqu'à l'extérieur. Entre deux périodes de fouissement, le Mulot guette autour de son trou et se nettoie la face et les pattes. Après avoir creusé un boyau de 30 à 100 cm de long, l'animal aménage une chambre de repos dont il tasse les parois. A partir de cette chambre, il creuse une galerie de "fuite" par où il s'échappe lorsqu'on dégage le terrier à la main. Cette galerie est à peine ouverte sur l'extérieur, quelques centimètres de terre l'obstruent. La terre excavée pour construire cette nouvelle galerie est transportée jusqu'à l'orifice d'entrée où se trouve le monticule et aucun déblai n'apparaît autour de la sortie de fuite. Le

premier tronçon de la galerie d'entrée est souvent rebouché, une nouvelle entrée étant aménagée hors de la zone du monticule.

b. Transport des feuilles

L'animal transporte, une à une, des feuilles à l'entrée de son terrier. Puis il les tire à lui dans la galerie jusqu'à la chambre de repos et en tapisse les parois en s'aidant de la bouche et des pattes antérieures. Parfois il découpe quelques feuilles en lambeaux et place cette litière au fond du nid. Les feuilles mortes sont encore utilisées pour recouvrir ou fermer l'orifice du terrier et souvent aussi pour recouvrir le godet à graines.

En l'absence de lumière, le Mulot construit un nid de surface. Après avoir creusé une excavation peu profonde, l'animal confectionne une sorte d'abri avec des feuilles en position verticale, puis sur une circonférence d'environ 40 cm de diamètre, il entasse horizontalement 300 à 400 feuilles qui forment un dôme de 10 cm de haut (Fig.3).

c. Transport des graines

Certains Mulots amassent de la nourriture dans des greniers de surface ou des greniers en profondeur, reliés ou non avec le terrier d'habitation. Le nid

Fig. 2. Terrier de Type I construit dans le terrarium étroit par deux Mulots. A: monticule formé par la terre excavée; B: orifice d'entrée camouflé avec des feuilles; C: nid tapissé de feuilles.
Fig. 2. Type I burrow built in a narrow terrarium by two wood-mice. A: soil pile formed by the excavated earth; B: burrow mouth covered with leaves; C: nest insulated with leaves.

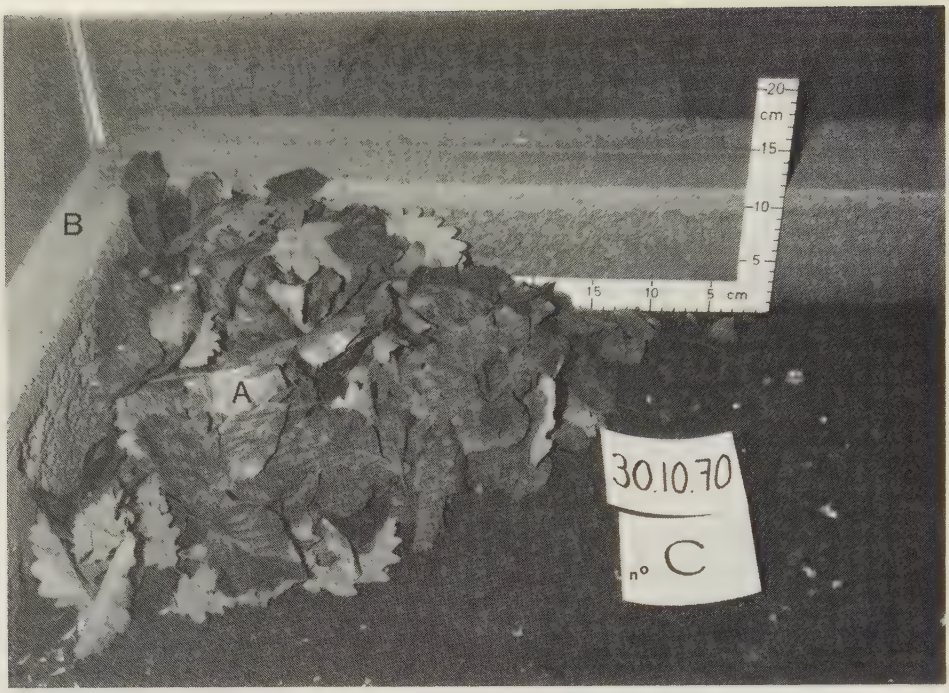

Fig.3. Nid de surface construit en l'absence de lumière. A: amas de feuilles dans un angle du terrarium; B: muret d'enceinte.
Fig.3. Surface nest built in darkness. A: pile of leaves in a corner of the terrarium; B: retaining wall.

lui-même peut contenir des graines. L'animal replacé dans le terrarium un mois après la construction d'un grenier est capable de le retrouver même si la surface du terrarium a été ratissée. C'est probablement l'olfaction qui lui permet de la repérer (Schulz et Tapp, 1973).

d. Dissimulation de la nourriture

Lorsque les graines ne sont pas transportées, le godet de nourriture est fréquemment recouvert de feuilles ou de terre. Ce comportement se rencontre principalement chez les animaux qui ont l'habitude d'amasser de la nourriture, et très rarement chez ceux qui n'effectuent pas de transport de graines. Le godet d'eau n'est jamais recouvert. La liaison entre les deux caractères considérés (transport et dissimulation) est significative (Fisher, $P < 0{,}099$) (Tableau II).

e. Complexité des terriers

Les terriers construits par les Mulots pendant des séjours individuels de 24 h en terrarium ont été répartis en quatre types selon leur complexité (Fig.4):

I : terrier simple; une galerie d'accès unique mène au nid.

II : terrier à deux issues: une galerie d'accès et une galerie de fuite.

III: terrier complexe à deux boyaux communicants, se distingue du type II par l'apparition d'une bifurcation.
IV: terrier complexe à trois boyaux communicants, caractérisé par deux bifurcations.

TABLEAU II

Transport et dissimulation de la nourriture. Vingt-neuf animaux ont été classés en fonction de la présence ou non d'activité de transport (T+ et T–) et de dissimulation de la nourriture (F+ et F–)

TABLE II

Hoarding and hiding of food. Twenty-nine animals have been classified according to the presence or lack of hoarding (T+ and T–) and hiding (F+ and F–) of food

	F+	F–	
T+	11	4	15
T–	4	10	14
	15	14	29

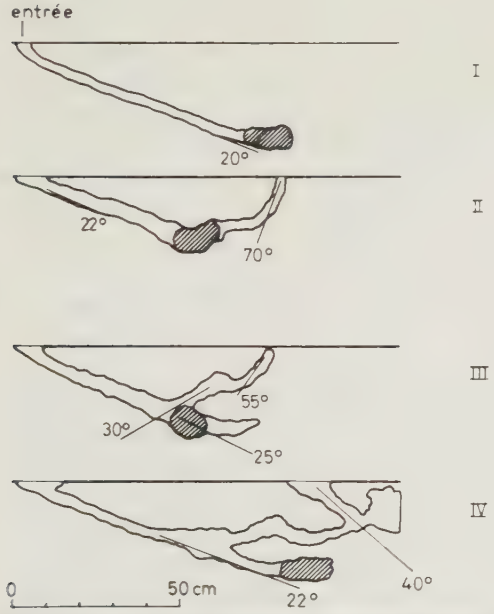

Fig.4. Terriers de complexité croissante (I à IV). La partie hachurée représente le nid. La pente des galeries est indiquée. Ces terriers ont été construits contre un paroi verticale, ce qui a permis d'en dessiner le profil.
Fig.4. Burrows of increasing complexity (I to IV). The shaded area indicates the nest. The declivity of the tunnels was measured. All these burrows were built against the concrete wall of the terrarium, allowing the drawing of an accurate side view.

Le terrier du type II (deux issues) a été construit une ou plusieurs fois par tous les animaux que nous avons examinés. Les terriers I sont surtout construits par les mâles, les terriers II par les mâles ou les femelles, les terriers III surtout par les femelles et les terriers IV exclusivement par ces dernières. Le résultat de l'étude de 180 terriers, provenant de 15 mâles et 15 femelles examinés chacun six fois en terrarium, est consigné dans le Tableau III. En chif-

TABLEAU III

Fréquence des types de terriers chez les deux sexes

TABLE III

Frequency of the four types of burrows in both sexes

Type		I	II	III	IV
♂♂	*n*	19	60	11	—
	%	21,1	66,7	12,2	—
♀♀	*n*	11	53	23	3
	%	12,2	59	25,5	3,3

frant la complexité par une attribution de 1 à 4 points pour les terriers de types I à IV, on a pu comparer les deux groupes d'animaux et démontrer que les terriers des femelles sont plus compliqués que ceux des mâles (Mann-Whitney, $P < 0,05$). La longueur du terrier n'est pas significativement différente entre mâles et femelles (moyenne mâles: 102 cm; s = 33,5; moyenne femelles: 112 cm; s = 31). Toutefois, pour les femelles une corrélation entre longueur et complexité existe, significative à $P < 0,01$: leurs longs terriers sont donc les plus complexes. Chez les mâles, il n'y a pas de relation entre longueur et complexité.

B. Influence de facteurs externes et internes sur la construction du terrier

I. Influence de deux facteurs abiotiques

a. Adaptations aux variations saisonnières de la température. Chez *Mus musculus*, *Apodemus flavicollis* et *Apodemus sylvaticus*, il y aurait une relation entre l'activité de fouissement et la température mesurée au sol (Rode, 1929). Chez *Apodemus sylvaticus*, nous avons trouvé que les terriers d'hiver étaient plus volumineux que les terriers d'été: l'activité de fouissement augmente lorsque la température s'abaisse. Six animaux capturés ont été examinés mensuellement durant 15 mois. La Fig.5 présente une corrélation significative au seuil de 0,01 entre le poids des moulages des terriers et la température ambiante pour un groupe de trois mâles.

Le nid se situe toujours à l'endroit le plus profond du terrier. La profondeur à laquelle il se trouve dépend du sexe de l'animal et de la température ambiante. A toutes les saisons, les femelles établissent des terriers plus profonds que les

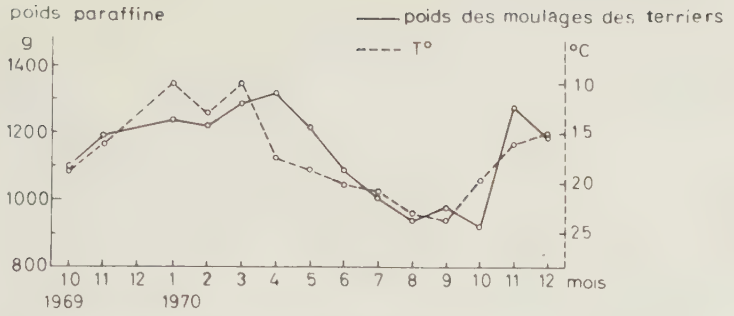

Fig. 5. Corrélation entre la température ambiante et le poids des moulages des terriers au cours de 15 mois d'observation.
Fig. 5. Correlation between ambient temperature and total weight of burrows during an observation period of 15 months.

mâles. Cette différence a été vérifiée pour un échantillon de huit femelles comparé à huit mâles. (Mann-Whitney, $P < 0,05$) (Tableau IV).

Chez les deux sexes, il existe une relation entre la profondeur du nid et la température ambiante: lorsque celle-ci s'abaisse, le nid est établi plus profondément. La Fig.6 montre la profondeur des nids de trois femelles et de trois mâles examinés mensuellement durant 15 mois, en fonction de la température ambiante.

TABLEAU IV

Sexe et activités en terrarium

TABLE IV

Activities in the terrarium according to sex

Activité observée	♂ $n = 8$	♀ $n = 8$	Degré de signification de la différence
Profondeur du nid (cm)	17,8	23,9	$P < 0,05$
Poids du terrier (g)	1073,1	1202,4	ns
Poids du nid (g)	250,3	255,6	ns
Feuilles du nid (n)	30,6	39,7	ns
Rembourrage du nid (n feuilles/100 g)	11,0	13,2	ns
Feuilles en surface (n)	19,0	19,7	ns
Excavations (n)	6,2	4,4	ns

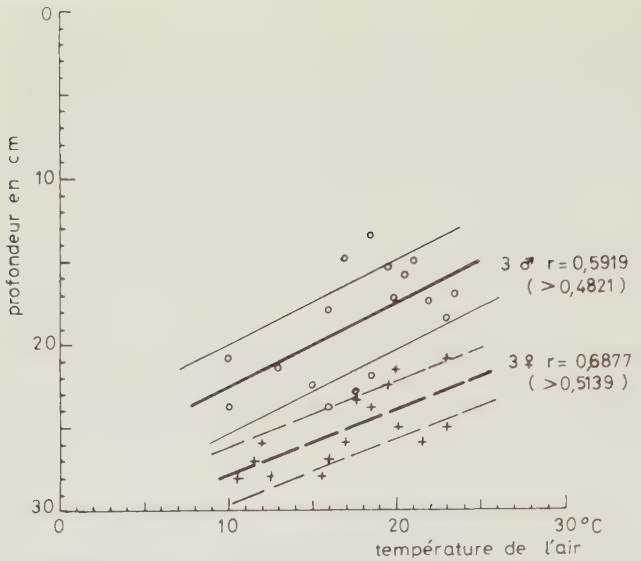

Fig.6. Corrélation entre la température ambiante et la profondeur du nid établi par les femelles ou les mâles au cours d'une période de 15 mois.
Fig.6. Correlation between ambient temperature and nest depth in females and males during a period of 15 months.

Le rembourrage du nid peut être mesuré par le rapport du nombre de feuilles au poids du moulage du nid. Il varie régulièrement au cours des saisons en fonction de la température. Une corrélation significative ($P < 0,01$) peut être établie entre la température et le rembourrage. La Fig.7 présente les caractéristiques du nid d'un mâle examiné mensuellement durant deux ans.

Le comportement d'amassement n'apparaît pas chez tous les animaux, qu'il s'agisse de Mulots capturés à l'état sauvage ou d'animaux d'élevage. Sur 24 Mulots sauvages, sept mâles et sept femelles seulement ont présenté ce comportement qui varie avec les saisons. Pour chaque mois, on a indiqué à la Fig.8 le nombre d'individus ayant effectué un transport de graines du godet vers une cachette. La corrélation amassement—température est significative ($P < 0,01$).

Pour Miller (1955), les fluctuations de l'amassement au cours des saisons seraient liées au photopériodisme. Dans notre laboratoire, F. Schenk (comm. pers.) n'a pas observé de variations évidentes de l'amassement chez des Mulots gardés plusieurs années dans un local thermostabilisé soumis à l'éclairage naturel. Le minimum que présente notre courbe de mai à septembre est à mettre en relation avec le régime du Mulot sylvestre qui devient partiellement insectivore durant cette période de l'année où les graines sont rares (Watts, 1968).

b. Adaptation à des variations de l'éclairement nocturne. La durée ou l'intensité de l'éclairement nocturne peuvent moduler l'activité du Mulot sylvestre.

Afin de mesurer le rôle de l'intensité de la lumière sur les activités en terrarium, nous avons examiné un groupe de Mulots d'abord en présence puis en

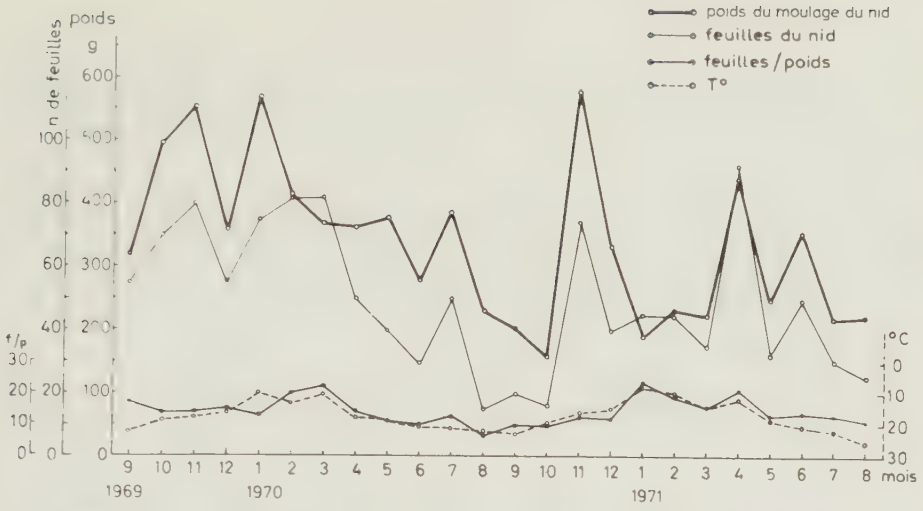

Fig.7. Température ambiante et caractéristiques du nid d'un Mulot au cours d'une période de deux ans.
Fig.7. Ambient temperature and nest characteristics of a wood-mouse during two years of observation.

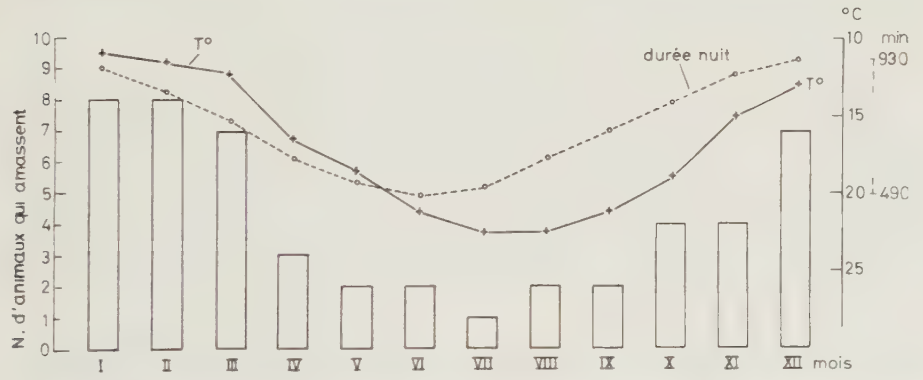

Fig.8. Amassement de la nourriture au cours de l'année. En ordonnée: nombre d'animaux qui amassent de la nourriture; température ambiante; durée de la nuit. En abscisse: mois de l'année.
Fig.8. Hoarding of food during the year. Ordinate: number of hoarding animals; ambient temperature; length of the night. Abscissa: months of the year.

l'absence de lumière durant la nuit. Les résultats de ces expériences réalisées à différentes saisons sont réunis dans le Tableau V.

En l'absence de lumière, la plupart des mâles, mais quelques femelles seulement établissent des nids de surface. La différence entre les sexes pour la situation du nid (en surface ou sous terre) est significative au seuil $P = 0{,}02$ (test χ^2). Dans ces conditions (0 lux), les 12 femelles et les cinq mâles qui nichent sous terre établissent leur nid moins profondément qu'à 2,5 lux.

TABLEAU V

Situation du nid avec éclairement nocturne de 2,5 lux ou en l'absence de lumière (0 lux) pour un groupe de 32 Mulots

TABLE V

Situation of the nest with a nocturnal lighting of 2.5 lux or in absence of light (0 lux) in a group of 32 wood-mice

	Situation du nid			
	2,5 lux*		0 lux	
	Sous-terre	Surface	Sous-terre	Surface
♂ ♂	17	0	5	12
♀ ♀	15	0	12	3

*2,5 lux est la condition utilisée pour observer les animaux la nuit en terrarium. Dans la nature, l'éclairement nocturne moyen est inférieur à 2,5 lux.
*2.5 lux is the condition used for the observation of the animals during the night. In a forest, the mean nocturnal lighting is < 2.5 lux.

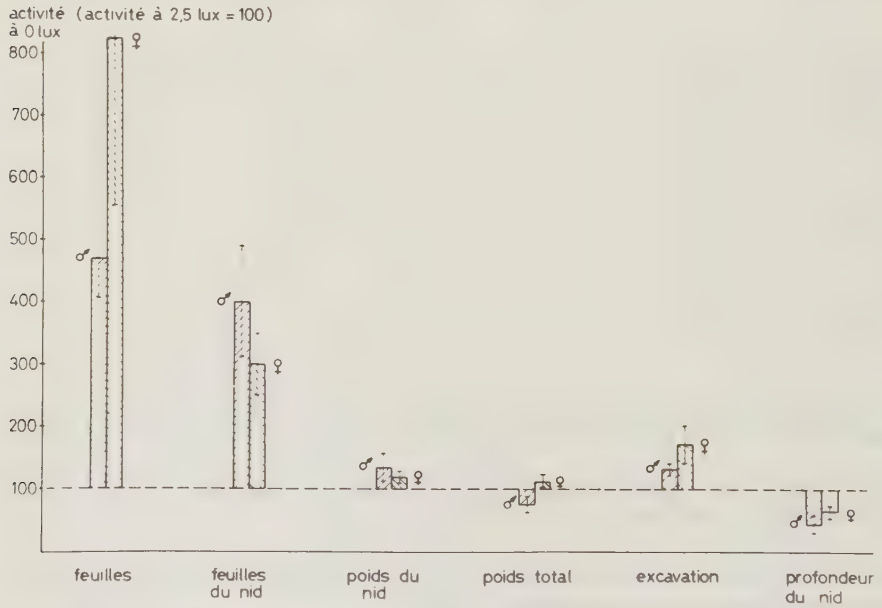

Fig.9. Témoins de l'activité en l'absence de lumière (0 lux) et en éclairement nocturne de 2,5 lux. L'activité à 0 lux est exprimée en % de l'activité à 2,5 lux.
Fig.9. Activities in absence of light (0 lux) and in nocturnal lighting (2.5 lux). Activity at 0 lux is expressed in % of the activity at 2.5 lux.

D'autres activités sont influencées par l'éclairement: la Fig.9 compare ces activités pour cinq mâles et six femelles avec ou sans éclairage nocturne. Ces mesures ont été effectuées à n'importe quelle saison. On remarque qu'à 0 lux l'utilisation des feuilles augmente considérablement. Pour déterminer si les comportements considérés varient proportionnellement avec l'intensité lumineuse ou s'il existe un seuil de déclenchement, on a choisi des niveaux intermédiaires d'éclairement. Les variations d'activité à ces niveaux par rapport à l'éclairement nocturne habituel de 2,5 lux ont été mesurées pour huit mâles et huit femelles indépendants du collectif précédent. Les variations observées sont consignées dans le Tableau VI, avec leur signification statistique. Pour ce nouveau collectif, les modifications d'activité observées en l'absence de lumière sont semblables à celles du collectif utilisé pour l'expérience précédente. Rapportées à 2,5 lux, les altérations de l'activité pour 0 lux ou 100 lux sont opposées (Tableau VI). A 0,05 lux, on obtient des résultats intermédiaires, montrant un effet "obscurité" pour certains animaux; toutefois aucun d'entre eux n'a niché en surface. Il semble donc qu'il n'y ait pas de seuil net pour lequel l'éclairement modifie certaines activités de construction du terrier.

Pour exclure un effet saisonnier sur ces mesures on a encore examiné sept mâles et sept femelles en terrarium pendant la même période (décembre et janvier) mais sans être exposés à des modifications d'intensité d'éclairement.

En l'absence de lumière les activités de surface (transports de feuilles, excavations superficielles) augmentent tandis que la profondeur du nid diminue. L'effet de l'éclairement sur la profondeur du nid pose un problème, car l'animal creusant son terrier se trouve très rapidement à l'obscurité, à l'abri de toute stimulation par l'éclairage ambiant. Il se pourrait qu'à chaque sortie pour évacuer la terre excavée en profondeur, la motivation à creuser en profondeur soit renforcée par l'éclairage ambiant. Comme le volume du terrier et la longueur des galeries ne sont pas modifiés par l'éclairement, l'approfondissement du nid est obtenu par une augmentation de la pente de la galerie d'accès.

II. Influence de l'état interne

a. Effet du jeûne. En terrarium, on a étudié 16 Mulots huit mâles et huit femelles) à jeun depuis 24 h.

Lors du jeûne, le fouissement des galeries (mesuré par le poids du moulage du terrier) et la profondeur du nid diminuent, tandis que les activités concernant l'utilisation des feuilles augmentent, conduisant à une meilleure isolation du nid (Tableau VII). Tout se passe comme si des comportements tendant à limiter les pertes de chaleur étaient déclenchés, comme lors d'un abaissement de la température. La diminution du fouissement portant sur les galeries et non sur le nid, il y a là aussi une économie d'énergie. Mâles et femelles se comportent de la même façon.

L'augmentation des activités de surface lors du jeûne est certainement liée à une forte motivation alimentaire: le Mulot à la recherche de nourriture transporte des feuilles comme activité de substitution. Chez d'autres Rongeurs, l'activité motrice, mesurée à l'aide d'un stabilimètre ou d'un tambour, augmente

TABLEAU VI

Modification des activités de construction du terrier pour trois niveaux d'éclairement par rapport à l'activité en éclairement nocturne de 2,5 lux. Un premier groupe de 16 animaux a été exposé successivement aux éclairements 2,5 lux (Témoin 1), 0 lux et 0,05 lux; un deuxième groupe de 11 animaux, aux éclairements de 2,5 lux (Témoin 2) et 100 lux. On donne pour chaque variable la moyenne accompagnée de l'écart type. Les valeurs qui se distinguent des mesures témoins sont accompagnées d'un * (test de Wilcoxon significatif, $P < 0,05$), de ** (significatif $P < 0,01$), ou de ns = non significatif

TABLE VI

Modification of the nest-building activities for three levels of lighting compared to the activity in nocturnal lighting of 2.5 lux. A first group of 16 animals has been exposed to the lightings 2.5 lux (control 1), 0 lux and 0.05 lux; a second group of 11 animals to the lightings 2.5 lux (control 2) and 100 lux. The mean and standard error is given for each variable. The results which differ from the controls are marked by * (Wilcoxon test, $P < 0.05$) or by ** ($P < 0.01$); ns = non-significant.

Eclairement nocturne	Témoin 1 2.5 lux	0 lux	0.05 lux	Témoin 2 2.5 lux	100 lux
Critère					
Feuilles en surface	13 ± 2,9	38 ± 14*	16 ± 4,3 ns	51 ± 16	53 ± 15 ns
Feuilles du nid	18 ± 4,1	109 ± 31**	25 ± 6,1 ns	46 ± 7,3	42 ± 5,7 ns
Poids du moulage du nid	178 ± 14	215 ± 24*	239 ± 23*	357 ± 40	334 ± 26 ns
Poids du moulage du terrier	1045 ± 58	1094 ± 106 ns	964 ± 112 ns	1205 ± 137	1252 ± 102 ns
Excavations	5,7 ± 1,0	9,1 ± 1,3**	7,9 ± 1,0*	5,3 ± 1,2	4,6 ± 1,1 ns
Profondeur du nid	23 ± 1,7	16 ± 2,7*	21 ± 1,4 ns	20 ± 1,7	25 ± 1,6**
Rembourrage du nid	10,3 ± 2,1	17 ± 3,1**	11 ± 2,2 ns	12 ± 1,1	12 ± 1,2 ns

TABLEAU VII

Réponse comportementale du Mulot sylvestre à un jeûne de 24 h. On donne pour chaque variable la moyenne accompagnée de l'écart type. Les valeurs qui se distinguent des mesures témoins sont accompagnées d'un * (test de Wilcoxon significatif, $P < 0,05$) de ** (significatif $P < 0,01$) ou de ns = non significatif

TABLE VII

Behavioral response of the wood mouse to a 24-hour fast. The mean and standard error are given for each variable. The significant results are indicated by * ($P < 0.05$) or by ** ($P < 0.01$); ns: non-significant

Critère	Niveau témoin	Niveau à jeun
Profondeur du nid	23 ± 1,7	16 ± 1,3**
Poids du moulage du terrier	1045 ± 68	730 ± 105*
Poids du moulage du nid	178 ± 14	193 ± 14 ns
Feuilles du nid	18 ± 4,1	65 ± 17**
Rembourrage du nid	10,3 ± 2,1	26 ± 2,7**
Feuilles en surface	13 ± 2,9	28 ± 5,1*
Excavations	5,7 ± 1,0	5,9 ± 1,1 ns

aussi lors du jeûne. Il en est ainsi (Campbell et al., 1966) pour le Hamster doré (*Mesocricetus auratus*) et le Cobaye (*Cavia porcellus*) et le Rat surmulot (*Rattus norvegicus*), la température sous-dermique de ce dernier peut s'abaisser de 37 à 33° C en trois jours, mais l'augmentation de l'activité motrice ne semble pas être uniquement causée par la chute de la température corporelle. En effet, la motricité du Rat à jeun, ayant accès à une chambre chauffée et pouvant stabiliser sa température, augmente aussi. Enfin le Rat privé d'eau augmente sa motricité et évite la chambre chauffée (Campbell et Lynch, 1968) même si sa température baisse.

b. Influence du sexe. Chez le Mulot sylvestre, la distinction entre nid d'habitation et nid d'élevage porte uniquement sur le rembourrage. Les autres caractéristiques du terrier sont identiques. L'observation de quatre femelles portantes à montré que le rembourrage du nid d'élevage augmentait de 360% par rapport à celui du nid d'habitation. Les jeunes ont quitté ce nid à l'âge de trois semaines.

Chez le Mulot sylvestre nous avons déjà attiré l'attention sur des différences en rapport avec le sexe: habitat plus profond chez les femelles et terriers plus complexes, construction d'un nid de surface chez les mâles en l'absence de lumière. Le Tableau IV montre pour huit mâles et huit femelles les caractéris-

tiques du terrier pour un éclairement nocturne de 2,5 lux. Mise à part la différence de profondeur du nid, les autres caractéristiques du terrier ne sont pas significativement différentes (test de Mann-Whitney).

Afin de mettre en évidence le rôle des hormones gonadiques, on a comparé durant une année l'activité de sept mâles normaux à celle de sept mâles castrés, de sept femelles normales à celle de sept femelles castrées: une seule différence significative ($P < 0.05$) apparaît: le nid des femelles castrées est moins profond que celui des femelles normales. La complexité du terrier n'est pas modifiée par la castration, il en est de même pour la réactivité à l'intensité lumineuse. Comme aucune castration juvénile n'a été effectuée, on ne peut pas exclure la possibilité d'une induction hormonale précoce des structures nerveuses responsables de la réponse à la lumière (Harris, 1964).

CONCLUSIONS

Cette étude a montré qu'en terrarium, on pouvait parfaitement quantifier l'aménagement du terrier d'*Apodemus sylvaticus* et obtenir des constructions similaires à celles qu'il établit dans la nature (Heinrich, 1927), malgré que le milieu soit extrêmement appauvri. Ce travail a aussi précisé l'importance de quelques facteurs déterminants internes et externes intervenant dans la construction du terrier.

L'intensité lumineuse joue un rôle plus important que les fluctuations de température. A l'obscurité totale, en été (max. 25° C) comme en hiver (min. 6° C), les mâles et certaines femelles nichent en surface. La lumière inhibe les activités de surface (déplacements repérables par des traces à la surface du terrarium, transports de feuilles) et stimule les activités souterraines de l'animal (approfondissement du nid). Le Mulot réagit comme *Peromyscus polionotus* dont le taux de capture est moins élevé lors des nuits claires que lors des nuits sombres (Blair, 1951; Gentry et Odum, 1957).

La thermorégulation est toutefois un facteur non négligeable pour un animal de la taille de Mulot dont le métabolisme de base est élevé (0,5 Kcal/g.24 h à 20° C) et le terrier permet une importante économie de chaleur. La profondeur et l'isolation du nid dépendent de la température ambiante. Le rôle de l'adaptation comportementale qui permet de survivre au froid a été montré chez de nombreux Rongeurs: *Peromyscus maniculatus* (Sealander, 1952; King et al., 1964 et Layne, 1969), *Mus musculus* (Jakobson et Moore, 1971) et chez *Rattus norvegicus* (Hart, 1957). Le microclimat des terriers a été mesuré pour six races géographiques de *Peromyscus* par Hayward (1965) qui a montré qu'il n'y avait pas d'adaptation métabolique aux différents climats (alpin, côtier, désertique, aride, subalpin et insulaire) mais que le terrier était plus long et plus profond en hiver qu'en été, car c'est en hiver que la temperature du nid s'écarte le plus de la température extérieure. Il semble que pour le Mulot, la construction du terrier soit plus fortement influencée par le choix du site qui determinera le microclimat, que par les conditions climatiques générales.

A la suite d'un jeûne de 24 h. une probable hypothermie provoque chez le

Mulot des mécanismes comportementaux permettant une économie d'énergie: approfondissement et augmentation du rembourrage du nid, diminution de la longueur des galeries. Les déplacements en surface sont stimulés, comme en témoignent les traces à la surface du terrarium et les feuilles déplacées. En actographe, les déplacements du Mulots sont stimulés par le jeûne, tandis que l'activité au tambour reste stable (Schenk, 1975).

Le stockage de la nourriture n'est pas une motivation à creuser un terrier, bien que le Mulot amasse parfois des graines dans son nid. L'amassement visant parfois toutes sortes d'objets, il n'est donc pas surprenant que les Mulots qui transportent de la nourriture peuvent aussi bien déplacer des feuilles pour recouvrir le godet de graines. Chez le Rat (*Rattus norvegicus*) comme chez le Mulot, l'amassement est inversement proportionnel à la température ambiante (McCleary et Morgan, 1946) et non au photopériodisme (Miller, 1955).

Chez le Mulot sylvestre, les quelques observations de femelles en gestation ou en présence de jeunes indiquent que celles-ci ne construisent pas un terrier spécial pour l'élevage; en revanche, le nid d'élevage est mieux isolé que le nid d'habitation. Le terrier de la femelle, plus complexe et plus profond que celui du mâle, est mieux adapté à l'élevage des jeunes.

Les différences entre le comportement des mâles et des femelles portant sur la profondeur du nid, la complexité des terriers et la photosensibilité persistent après castration des individus adultes et sub-adultes, indiquant que l'imprégnation en hormones gonadiques a peu d'influence sur la construction pour des animaux âgés de plus de deux mois. Il faudrait procéder à des castrations néonatales et administration d'hormones pour permettre d'exclure tout effet des hormones gonadiques sur la construction du terrier.

REMERCIEMENTS

L'auteur aimerait exprimer ici sa reconnaissance à M. le Professeur M. Dolivo pour son assistance dans la réalisation de ce travail. Sa reconnaissance va aussi à MM. Delafontaine et Audergon qui ont fabriqué l'équipement et préparé les illustrations.

Ses remerciements vont également à Mlles Schenk, Inglin et Fallot ainsi qu'à MM. Müller, Kučera et Favrod pour leur aide technique et leurs suggestions. Il tient aussi à exprimer sa gratitude à trois éthologistes, Mme E. Noirot, MM. J. Bovet et J.-Y. Gautier qui ont pris la peine de lire et critiquer le manuscrit.

Ce travail a bénéficié de l'aide du Fonds national suisse pour la Recherche scientifique, crédit No. 3.240.69.

BIBLIOGRAPHIE

Blair, W.F., 1951. Population structure, social behaviour and environmental relations in a natural population of the beach mouse (*Peromyscus polionotus leucocephalus*). Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich., 48: 1—47.

Campbell, B.A., Smith, N.F., Misanin, J.R. and Jaynes, J., 1966. Species differences in activity during hunger and thirst. J. Comp. Physiol. Psychol., 61: 123—127.
Campbell, B.A. and Lynch, G.S., 1968. Influence of hunger and thirst on the relationship between spontaneous activity and body temperature. J. Comp. Physiol. Psychol., 65: 492—498.
Erlinge, S., Bergsten, B., Kristiansson, H., 1975. Ermines and their prey-hunting behavior and flight reactions. Fauna Flora (Stockh.), 203—211.
Gentry, J.B. and Odum, E.P., 1957. The effect of weather on the winter activity of old field rodents. J. Mammal., 38: 72—77.
Hart, J.S., 1957. Climatic and temperature induced changes in the energetics of homeotherms. Rev. Can. Biol., 16: 133.
Hayward, J.S., 1965. Microclimate and its adaptative significance in six geographic races of *Peromyscus*. Can. J. Zool., 43: 341—350.
Heinrich, G., 1927. Ueber *Sylvaemus sylvaticus* L. und *flavicollis* Melch. Z. Säugetierk., 2: 186—194.
Harris, G.W., 1964. Sex hormones, brain development and brain function. Endocrinology, 75: 627—647.
Jakobson, M.E. and Moore, R.E., 1971. Season and metabolic rate in house mice on an island. J. Physiol. Paris, 63: 296—299.
Kinder, E.F., 1927. A study of nest-building activity of the albino rat. J. Exp. Zool., 47: 117—161.
King, J.A., Maas, D. and Weisman, R.G., 1964. Geographic variation in nest size among species of *Peromyscus*. Evolution, 18: 230—234.
Koller, G., 1952. Nestbau der weissen Maus und seine hormonale Auslösung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg, pp. 160—167.
Koller, G., 1955. Hormonale und psychische Steuerung beim Nestbau weisser Mäuse. Zool. Anz., Suppl., 19: 123—132.
Layne, J.N., 1969. Nest-building behavior in three species of deer-mice, *Peromyscus*. Behaviour, 35: 288—303.
Lisk, R.D., Pretlow, R.A. and Friedman, S.M., 1969. Hormonal stimulation necessary for elicitation of maternal nest-building in the mouse (*Mus musculus*). Anim. Behav., 17: 730—737.
McCleary, R.A. and Morgan, C.T., 1946. Food-hoarding in rats as a function of environmental temperature. J. Comp. Psychol., 39: 371—378.
Miller, R.S., 1955. Activity rhythms in the wood-mouse and the bank vole. Proc. Zool. Soc. Lond., 125: 505—519.
Richards, M.P.M., 1969. Effects of oestrogen and progesterone on nest building in golden hamster. Anim. Behav., 17: 356—361.
Richter, C.P., 1937. Hypophyseal control of behavior. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 5: 258—268.
Rode, P., 1929. Contribution à l'étude du fouissement chez les petits Rongeurs. Bull. Soc. Zool. France, 54: 573—588.
Schenk, F., 1975. Analyse en actographe et dans sa cage, de la réponse comportementale du Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* L.) à un jeûne de 24 H. J. Physiol., Paris, 70: 273—285.
Scholander, P.F., 1955. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. Evolution, 9: 15—26.
Schultz, E.F. and Tapp, J.T., 1973. Olfactory control of behavior in rodents. Psychol. Bull., 79: 21—44.
Sealander, J.A., 1952. The relationship of nest protection and huddling to survival of *Peromyscus* at low temperature. Ecology, 33: 63—71.
Siegel, S., 1956. Non-parametric Statistics for the Behavioral Sciences. McGraw Hill, New York, N.Y., 312 pp.
Watts, C.H.S., 1968. The foods eaten by wood-mice (*Apodemus sylvaticus* L.) and bank voles in Wytham Woods, Berkshire. J. Anim. Ecol., 37: 25—41.